

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: UBBM



Jana Staňková

Trade-off v antipredačních strategiích plazů

Trade-off in antipredatory strategies of reptiles

Bakalářská práce

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta Ph.D.

Praha, 2011

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 18. 8. 2011

Jana Staňková

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli za užitečné rady a odbornou pomoc. Dále bych velice ráda poděkovala svému příteli za neustálou podporu a pomoc při opravě práce. Dík patří též Petře Suchomelové za poskytnutí mnoha literárních pramenů a Mgr. Jitce Jančúchové-Láskové a Mgr. Olze Šimkové za možnost konzultování. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za trpělivost.

Abstrakt

Antipredační strategie do velké míry určují úspěšnost přežití útoku, jež predátor vede proti své kořisti. Evolucí si různé druhy živočichů vyvinuly řady rozličných antipredačních strategií a z nich pak jedinec při napadení predátorem musí vybírat, kterou strategii při daných podmínkách využít. Záleží na řadě faktorů a také na ochotě kořisti „riskovat“ v trade-off s rizikem predace. Existuje několik druhů strategií a teorií, jež se těmito strategiemi zabývají a zkoumají koncept trade-off, jež musí kořist při každém napadení rozmyslet. Do procesu rozhodování tak zasahuje řada proměnných, např. hojnost potravy, teplota, denní doba, věk a kondice zvířete, fitness a řada dalších, které tak ve výsledku určují, jaká antipredační strategie je pro daného jedince nejvýhodnější.

Tato má bakalářská práce se zabývá využitím konceptu trade-off v antipredačních strategiích plazů (Reptilia). Jelikož je však tato třída velice rozmanitá a je velké množství informací na toto téma, tak jsem se zaměřila na podřád ještěřů (Sauria).

Klíčová slova: Ještěři (Sauria), antipredační strategie, obrana, trade-off, behaviorální ekologie

Abstract

Antipredatory strategies determine to some extent a success of a prey to survive a predator's attack. Many species developed dozens of antipredatory strategies during an evolution. A certain animal must select one of the strategies to use under certain conditions. This selection depends on many factors and also on the prey's willingness to risk in trade-off with the predatory risk. There is a plenty of strategy types and theories that deal with those. These theories also investigate a trade-off concept which the prey must take into account during the attack. Foods abundance, temperature, daytime, prey's age and condition, fitness and many others interfere the decision of which antipredatory strategy is the most convenient at the time.

My thesis deals with the use of a trade-off concept in reptilia's antipredatory strategies. Because this order is very varied and many information is available, I focused on the Sauria class.

Keywords: Sauria, antipredatory strategies, defense, trade-off, behavioral ecology

Obsah

Úvod	7
Maskování	9
Útěk	10
Útěk vs. monitorování predátora	11
Útěk vs. tělesná kondice	12
Útěk vs. sociální aktivity	13
Úloha ocasu v různých antipredačních strategiích	15
Autotomie	15
Zastrašování pomocí ocasu	17
Barevné odlišnosti	18
Zastrašování	19
Využívání více mechanismů obrany: příklad ropušníka	22
Reakce na jedovaté hady	23
Reakce na nejedovaté hady	24
Reakce na psovitě šelmy	24
Závěr	26
Literatura	28

Úvod

Každý živočich se musí během svého života neustále rozhodovat na základě trade-off mezi jednotlivými benefity (potrava, sexuální chování, absorpce tepla apod.) a náklady (čas, energie využita na antipredační chování, možnost zranění apod.) a vážit tak, aby rozdílem mezi těmito dvěma složkami byl co možná největší zisk (Cooper a Wilson, 2007). Příkladem, kdy by se živočich měl rozhodovat a volit, je vliv predatního tlaku, což u zvířat vede k evolučním změnám a vývoji různých obranných strategií, tzv. antipredačnímu chování (Lopéz, 2005).

Mnoho, ne-li všechny druhy čelí neustálému problému s vyrovnáváním se s trade-off mezi snížením rizika predace a udržením nebo zvýšením svého fitness (Clark, 1994). Pro jedince je velmi důležitý čas a energie, které potřebují využít pro maximalizování své zdatnosti (fitness), a proto při antipredačních odpovědích by jedinec neměl investovat neefektivně, ale naopak by měl brát v potaz své potřeby v dlouhodobém pohledu (Martín et al., 2009b). Jedinec by neměl na predátora reagovat příliš brzo a neadekvátně k hrozícímu nebezpečí, jelikož by tak plýtval drahocenným časem a energií. Navíc by mohl svým chováním na sebe upozornit a zvýšit tak míru rizika. Na druhou stranu ale reakce, která by přišla pozdě nebo by byla slabá, by mohla mít pro daného jedince fatální důsledky (zranění, ztráta ocasu, smrt) (Martín et al., 2009b). Jedinec může své fitness, při případné predaci, ovlivnit rychlým rozhodnutím a využitím nejideálnější možné antipredační odpovědi. Tato rozhodnutí jsou tak největším problémem v životě každého jedince. Nelze vždy přesně určit míru hrozícího nebezpečí, a tudíž rozmanitost antipredačních strategií pouze zvýhodňuje jedince před predací, ale nedělá z nich nesmrtelné, jelikož stále záleží na jejich rozhodnutí, kdy a jakou strategii použít a na jejich flexibilitě, jak se zvládají přizpůsobit změnám (Amo et al., 2005a).

Cílem této práce je zmapovat rozmanitost antipredačních strategií, které se u plazů (Reptilia) vyskytují a zjistit, jak se jedinec vyrovnává s trade-off mezi snížením rizika predace a maximalizováním své fitness (čehož může dosáhnout například sháněním potravy, dosahováním sociálních a sexuálních potřeb a dalšími). Kvůli

velké rozmanitosti této třídy a množství informací jsem se zaměřila konkrétně na podřád ještěřů (Sauria).

Antipredační strategie, které zvířata využívají, by se dala rozdělit do dvou skupin. Na reakce, při kterých se kořist aktivně brání proti útoku predátora (útěk, útok, zastrašování nepřítele apod.) a na antipredační vlastnosti neboli pasivní obranu (maskování pomocí kryptického vzhledu, mechanická obrana těla apod.).

U ještěřů se vyvinula spousta forem antipredačních taktik. Různé druhy si tak osvojily natolik jedinečné taktiky, že se vyskytují převážně jen u onoho konkrétního druhu nebo taxonu, například nafukování krčního laloku u anolisů (Iguanidae, Polychrotinae) (Vanhooydonck, 2009), stříkání krve z orbitální dutiny u ropušníků, *Phrynosoma* (Iguanidae, Phrynosomatinae) (Sherbrooke a Middendorf III., 2001), stočení se do klubička tím, že se zvíře zakousne do svého ocasu, čímž chrání měkké části těla dál od predátora, je schopností čeledi kruhochvostovitých (Cordylidae) (Mouton et al., 1999). Nebo například zdokonalení „obyčejných“ taktik jako je běh, kdy i plazi zvládají běhat pouze po zadních nohou, jako je tomu například u agam (Agamidae) (Clemente et al., 2008), či dokonce běh po vodní hladině, význačný pro bazilišky (Iguanidae, Crotaphytinae) (Hsieh a Lauder, 2004) či plachtění („let“) ve vzduchu, příkladem je gekon létavý, *Ptychozoon kuhli* (Gekkonidae) (Young et al., 2002). Ve své práci se však více zabývám více obecně využívanými strategiemi.

Maskování

Živočichové se obecně snaží vyhnout svým predátorů všemožnými antipredačními strategiemi. V optimálním případě by jedinec ale neměl utéci hned při přiblížení se predátora, ale měl by se snažit minimalizovat náklady spojené s vyhnutím se střetu s predátorem (Martín et al., 2009b). Náklady odráží nejenom energetické náklady na útěk samotný, ale i cenu toho, co při útěku opouští, ať už se jedná o potravu, sociální potřeby nebo vyhřívání se na slunci. Asi jako základní obrana před spatřením je se maskovat. Při využití svého maskování a nehybnosti v přítomnosti predátora přicházejí na jednu stranu o možnost hledání potravy, možnosti páření, ale na stranu druhou neztrácejí energii častým útěkem a nepřicházejí o možnost slunění. Jedinec tak ale čelí těžšímu rozhodnutí, kdy se pokusit o útěk, když se v okolí pohybuje dravec a hledá potravu. Musí tak vážit trade-off mezi zůstáním na místě a doufáním, že ho predátor neobjeví a tím, že bude při útěku zpozorován a vyvolá tak útok, ke kterému by nemuselo dojít. V optimálním případě bude záležet na rychlosti, při které dravec vyhledává potravu, pravděpodobnost, že případná oběť dokáže doběhnout do úkrytu a nápadnosti při běhu to vše je umocněno tím, že s narůstajícím časem narůstá i riziko (Martín et al., 2009b).

Tato antipredační strategie se plazům daří s různou mírou úspěchu. Jsou však druhy, pro které je maskování hlavní obrannou strategií, například ropušík, *Phrynosoma* (Iguanidae, Phrynosomatinae) (Cooper a Sherbrooke, 2010a), *Takydromus tachydromoides* (Lacertidae) (Mori, 1990), gekon létavý, *Ptychozoon Kuhli* (Gekkonidae) (Vetter a Brodie, 1977) a mnoho dalších. Mezi nejlepší můžeme zařadit bezesporu čeled' Chamaeleonidae. U druhů se sníženou schopností pohybu se maskování zdá být mnohem důležitější než jiné antipredační chování (Cuadrado et al., 2001), jako je tomu například u chameleonů (Chamaeleonidae), pro něž je typický nejenom pohyb každého oka zvlášť, barvozměna, (při které se snaží splynout s okolím), ale také schopnost měnit tvar těla a natahovat se podél větví. Pro chameleony je dále charakteristický způsob chůze, kdy se snaží o napodobení vlající větve či listu ve větru. Všechny tyto vlastnosti napomáhají chameleonům, aby byli pro predátora jen velmi obtížně detekovatelní, a jsou tak pro jedince výhodou (Cuadrado et al., 2001). S přihlédnutím k jejich způsobu lovu, při kterém využívají rychle

vymrštitelný jazyk, tak jsou dobře chráněni před predátory a nepřicházejí ani o možnost vyhřívání se a ani o možnost shánění si potravy. U druhu *Bradypodion taeniabronchum* bylo dokonce zjištěno, že umí měnit barvu dle druhu predátorů a jejich schopnosti barevného vnímání. Jinak se barevně mění v případě, kdy se v jeho okolí vyskytne had a jinak pro případ, kdy spatří ptáka (Fox et al., 2008).

V případě, že je chameleon přeci jenom objeven, různí se další strategie mezi dospělými a mladými jedinci. Juvenilové, kteří se pohybují spíše v hustějších porostech, dovolí predátorovi se přiblížit na kratší vzdálenost a v případě nouze zvolí jako únikovou možnost volný pád. Oproti tomu dospělí jedinci, kteří se pohybují na méně chráněných místech, se brání buď zastrašováním, při kterém otevírají tlamu, nafukují se a syčí nebo se snaží přemístit do hustšího porostu, kde je obtížné je ulovit (Cuadrado et al., 2001). Podobný rozdíl mezi strategiemi juvenilů a adultů byl zjištěn i u anolisů *Anolis lineatopus* a *A. gundlachi* (Iguanidae, Polychrotinae), u kterých se mláďata skrývala v nižších a hustějších porostech a při případném útoku používali častěji skákání nežli sprint, který byl doménou dospělých (Jrschick et al., 2000, Larimer et al., 2006).

Ty druhy, jež používají kamufláž, napodobují množství neživých objektů, od kůry, trnů, až po větve a uschlé listy. Důvtipnějším prostředkem k odvrácení útoku jsou mimikry, kde jeden druh předstírá, že je nějakým jiným druhem. Mimikry používají poměrně neškodné druhy, u nichž se vyvinuly takové znaky, které napodobují druhy nebezpečné (Burnie, 2001). Jako příklad může sloužit *Eremias lugubris* (Lacertidae), která je jeden z mála, ne-li jediný druh, u kterého obratlovci napodobují bezobratlé. *E. lugubris* v juvenilním období napodobuje jedovaté brouky (*Carabidae: Anthia*), kteří při ohrožení stříkají kyselinu (Huey a Pianka, 1977).

Útěk

Nejlehčím způsobem, jak se vyhnout střetu s predátorem, je mu utéci a nenechat se chytit. Kdyby jedinec ale utekl vždy, když spatří predátora, ztrácel by tak velkou část energie na útěk, přicházel by o čas, kdy může shánět potravu, dobu potřebnou na slunění a čas na páření a jiná sociální setkání. Stejně tak by působila situace, kdy po případném útěku by kořist zůstávala příliš dlouho ve svém úkrytu.

Z těchto důvodů optimální teorie úniku předpovídá, že oběť se pokusí o útěk, když se predátor přiblíží na vzdálenost, ve které se riziko predace rovná nákladům na útěk. Do té doby by měl jedinec pokračovat ve své činnosti a utéct, až když je predátor dost blízko, takže riziko predace neboli náklady na to zůstat na svém místě se rovnají nákladům na útěk (Cooper, 2003b). Vzdálenost, na kterou nechá jedinec přiblížit dravce, než uteče, je ovlivněna několika faktory (Majlát a Majláthová, 2009). Mezi tyto faktory patří například rychlost a směr blížícího se predátora (Cooper, 2008), jak často dochází k útoku, typ stanoviště a věk kořisti (Head et al., 2002, Whiting et al., 2003), stejně jako schopnost autotomie (Bateman a Fleming, 2009), ale také lidské rušení (Amo et al., 2006b).

Útěk vs. monitorování predátora

Pro zahájení správně načasovaného útěku je potřeba sledovat a zhodnotit možné riziko. Jedinec predátora po prvním spatření pozoruje, ale musí dělat kompromisy mezi sledováním predátora (otáčením se za ním, ztrátou vizuálního kontaktu) a rizikem odhalení. Při rozhodování, zda zůstat na místě nebo utéct, by jedinec měl volit útěk, jestliže se predátor bude blížit rychle, přímočaře (Cooper, 1997), z míst mimo zorné pole (Cooper, 2008) nebo pakliže dravec v blízkosti svým chováním zvýší riziko (otočení se směrem ke kořisti) (Cooper et al., 2010). Proto jedinec s bočním uložením očí uteče dřív při odhalení predátora za sebou nebo před sebou, než když se predátor přibližuje z boku (Cooper, 2008) a jedinec tak má šanci na pozorování a lepší rozhodování. Taktéž při pozorování jedinec může lépe zhodnotit rychlý pohyb predátora jako útok a utéct na větší vzdálenost, naopak před pomalu se přibližujícím predátorem utéci pouze na kratší vzdálenost a následně pokračovat v jeho sledování (Cooper, 1997).

Pokud kořist uprchla na místo, kde nemůže predátora sledovat (nora, úkryt za kamenem), tak trade-off mezi monitorováním a hrozbou napadení předpovídá návrat do míst, odkud kořist může pozorovat predátora (Cooper, 2008). Proto by jedinec měl volit takový úkryt, odkud může sledovat predátora, ale na druhou stranu bude v relativním bezpečí.

Jako výhoda pro rozhodování se u některých druhů vyvinula schopnost rozlišovat podměty každým okem zvlášť. Tak je tomu například u chameleonů

(Chamaeleonidae), kteří každým okem mohou pozorovat různá místa (Cuadrado et al., 2001). U ještěrky zední *Podarcis muralis* (Lacertidae) zase byla zjištěna schopnost se každým okem soustředit na různé činnosti. Pravým okem neboli levou hemisférou se soustředí na vyhledávání potravy a levým okem neboli pravou hemisférou na případné predátory (Bonati et al., 2010). Kompromis mezi stavem bdělosti a spánku vyřešily některé druhy, jako například ještěrka *Sceloporus occidentalis* (Iguanidae, Phrynosomatinae) schopností, kdy během spánku mají otevřené oči a s tím spojené, že jedna část mozku je v bdělém stavu a druhá spí (Mathews et al., 2006).

Útěk před blížícím se dravcem musí mít vysokou prioritu, ale riziko predace je pouze jedním z mnoha faktorů, které mají vliv na fitness. Když jedinec vykonává nějakou činnost, která zvyšuje fitness, a když se objeví dravec, tak chování jedince by mělo odrážet trade-off mezi únikem a prospěšnou činností (Cooper, 2009). Proto optimální vzdálenost, na kterou se dravec smí přiblížit, by měla odrážet cenu obětovaných nákladů (výhody, které ztratí), výši rizika a náklady na útěk, jako jsou energetické ztráty a riziko zranění (Cooper a Frederick, 2010).

Útěk vs. tělesná kondice

V době, kdy si jedinec shání potravu, je pro něj tato činnost výhodnější než okamžitý útěk před predátorem. Proto by jedinec při spatření predátora neměl započít útěk okamžitě, ale s vyšší ostražitostí se věnovat svému krmení. Např. hmyzožravý scink *Eumeces laticeps* (Scincidae) dovolí predátorovi přiblížit se na kratší vzdálenost, pokud se v jejím okolí vyskytuje (experimentálně dodaná) potrava v podobě cvrčka (Cooper, 2000). Dalším aspektem je i délka únikové vzdálenosti. Ta je výrazně kratší u těch ještěrek, jež se nacházely v blízkosti zdroje potravy. Zároveň se většina z těchto utíkajících ještěrek na původní místo brzy vrátila (Cooper a Pérez-Mellado, 2004). V trade-off mezi tvorbou zásob a vyhýbáním se predátoru se různě zachovají jedinci s hojnou potravou a jedinci, pro které je potrava limitována. Jedinci s hojnou potravou budou dobrovolně hladovět a sníží energetické výdaje, přičemž ztratí množství zásob na straně jedné, ale na straně druhé pro tlusté ještěrky nebo samice v gravidním období se zlepší pohybová schopnost a mohou tak lépe uniknout predátorovi oproti jedincům, pro které je potrava limitována. Ti podstoupí větší riziko,

čímž se snaží o udržení alespoň minimální míry krmení (Pérez-Tris et al., 2004, Civantos et al., 2010). Podstupování rizika a vyvarování se jemu by mělo souviset nejen s nejbližším okamžikem, ale měl by být brán též ohled na dlouhodobé očekávané fitness. Proto když se jedinec uchýlí k možnosti hladovění, měl by dbát na další vývoj svého fitness. Pokud oběť uteče do úkrytu, měla by zvážit možné riziko a minimalizovat ztrátu potřebného času (Martín et al., 2009a) a jednat v závislosti na aktuální tělesné kondici (Amo et al., 2006a).

Při využití úkrytu bude záležet na výskytu dané ještěrky, jestli je z míst chladnějších nebo teplejších. Pokud bude oběť z chladnějších pásem a bude muset využít chladnějších úkrytů, bude se v nich snažit strávit méně času. I v takto chladnějších úkrytech se budou déle zdržovat samice, které jsou již těhotné oproti samcům a ne gravidním samicím. Budou více ostražité, protože riziko jejich zachycení je větší z důvodu menší pohyblivosti, ale jejich momentální cena kvůli graviditě je vyšší. Vyšší cenu pro ně bude mít opuštění studeného úkrytu za účelem vyhřívání se, jelikož pokles tělesné teploty by měl dopad nejen na ně ale, i na vývoj potomstva, potažmo na jejich fitness (Martín et al., 2003). Oproti tomu v teplejších lokalitách, kde zvířata využívají úkrytu nejen jako ochranu před predátorem, ale i před sluncem a teplem z něj, se v takovýchto úkrytech budou zdržovat déle, jelikož případný útěk za vysoké teploty by měl dopad na jejich rychlost a vytrvalost.

Dalším hlediskem na využití úkrytu bude v rozlišení oblastí podle výše rizika. Výše rizika se odvíjí nejenom od počtu predátorů v oblasti, ale také členitosti lokality neboli množstvím možných úkrytů a také celkovou hustotou osídlení jedinců a konkurenceschopností při shánění potravy. Proto jedinci z míst s vyšším rizikem zkrátí čas strávený v úkrytu, ale budou se vyskytovat poblíž útočiště (Amo et al., 2006a).

Útěk vs. sociální aktivity

Při přiblížení predátora se jedinec rozhoduje o útěku na základě rovnováhy mezi predačním rizikem a cenou útěku. Ztracené příležitosti konat aktivity, jež zvyšují fitness, jsou hlavními cenami (Cooper a Wilson, 2007). Mezi tyto aktivity bezesporu patří sexuální aktivity zahrnující nejen páření samotné, ale i hledání partnerky, námluvy, souboje o samice a o teritoria. Jestliže úniková vzdálenost je určena volbou mezi útekem a reprodukcí, jedinec by měl dovolit bližší přiblížení během námluv či

bojů o samici, než pokud je jedinec o samotě a v obdobích mimo páření (Cooper, 1999). Je dokonce velmi pravděpodobné, že zapojení se do soubojů a námluv snižuje možnost detekovat a reagovat na dravce, což vede k bližšímu přístupu oproti intenzivnější sociální interakci (Cooper, 1999). Zabývá-li se jedinec námluvami nebo interakci s agresivním soupeřem, který by mohl ukrást možnost oplození, očekává se, že jedinec umožní bližší přístup předtím, než prchne (Cooper a Wilson, 2007).

Častěji takto riskují více samci kvůli vyšší šanci na zvýšení fitness, kdy mohou oplodnit více samic, častěji proto vedou souboje o další samice oproti samicím, které mají relativně stálou schopnost produkovat potomstvo a nemusí o samce bojovat, aby zvýšily reprodukční výstup (Cooper a Wilson, 2007). Pro samce je interakce s dalším samcem důležitá, aby vytvořili nebo udrželi vládu, vyloučili vetřelce nebo soupeře ze svého území nebo vytvořili území a tím získali výhodu v přístupu k samicím, což vede k vyššímu reprodukčnímu úspěchu (Cooper, 2009).

U samců několika druhů se vyvinulo rozdělení na dvě skupiny. Samce, kteří mají svá teritoria a samce samotáře bez teritorií. Tyto různé územní taktiky mají vliv na chování samců. Například samci, kteří přijmou teritoriální taktiky, musí dělat kompromisy mezi antipredačním chováním a obranou svého teritoria oproti samcům samotářům, kteří takovými kompromisům čelit nebudou (Stapley a Keogh, 2004). Obecně platí, že samci bránící svá území pravděpodobně akceptují vyšší riziko predace, aby nedošlo ke snížení současného a budoucího území (Thaker et al., 2009). Ale například u scinků *Eulamprus heatwolei* (Scincidae) bylo zjištěno, že samotářští samci stráví méně času v úkrytech, když se dostanou do nového prostředí, což naznačuje menší ostražitost a větší průzkumné tendence (Stapley a Keogh, 2004).

Menší zkracování únikové vzdálenosti u samic než u samců může být důsledek větších sociálních výhod samců a ochrany reprodukčních investic samic (Cooper, 2009). Jsou-li již samice oplodněné, stávají se agresivními a odmítají další námluvy a páření. Takováto změna v chování je prospěšná, jelikož námluvy a páření mohou přilákat dravce (Cooper a Wilson, 2007).

Úloha ocasu v různých antipredačních strategiích

Autotomie

Ocas ještěrů může být přizpůsoben k různým specializovaným funkcím, jako je k běhu, plavání, udržování rovnováhy, lezení po skalách, plachtění, soubojům, (Maginnis, 2006) a také může mít funkci úložiště energeticky využitelných lipidů (Fox a Rostker, 1982, Webb, 2006). Někteří plazi mají schopnost autotomie, neboli dobrovolného odloučení části těla, která je postradatelná, převážně ocasu. Ocas může opět dorůstat, ale regenerát je většinou menší, méně barevný a bez obratlů. (Beteman, 2008) Ocasní autotomie je u ještěrů efektivní antipredační strategií. Tato schopnost je většinou poslední možnost, jak uniknout před predátorem (Cooper, 2003a), ale jako obranný mechanismus není pro kořist smrtelný (Downes a Shine, 2001), avšak může vést ke ztrátě tělesné kondice (López, 2006). Ztráta ocasu (asi 20% hmotnosti zvířete) je pravděpodobně výhodná pouze v případě, že alternativou je smrt (Clark a Hall, 1970), anebo pokud náklady přesáhnou výhody (Pafilis a Valakos, 2008). Jelikož tuto strategii může jedinec využít jen jednou, dokud se ocas nezregeneruje, v dalších střetech s predátorem stoupá riziko úspěšné predace (Cooper a Frederick, 2010).

Odloučený ocas sebou prudce škube ještě dlouhou dobu po odhození (Cooper et al., 2004). Například u ještěrek balkánských *Lacerta trilineata* (Lacertidae) byla naměřená průměrná délka času, po kterou se ocas po odpadnutí hýbe, 5.49 minuty (Pafilis a Valakos, 2008). To usnadňuje jedinci útěk do bezpečí, jelikož predátor je zaměstnán odpadlým ocasem. Tento pohyb je udržován energií dodávanou anaerobní přeměnou glykogenu na laktát (Pafilis et al., 2008).

Odhození ocasu může usnadnit únik před predátorem, ale později se musí vyrovnat s následky tohoto rozhodnutí. Ještěrky mohou odloučení ocasu kompenzovat např. změnou v chování. Protože aktivita a defenzivní strategie musí být v rovnováze s trade-off mezi bezpečím, krmením a reprodukcí, tak optimální strategie mezi ještěrkami s ocasem a bez ocasu by se měla lišit. Měly by se snažit snížit aktivitu a více se skrývat (Cooper a Wilson, 2010). Toto chování však vede ke snížené možnosti získávání tepla ze slunce a omezuje reprodukční příležitosti (Cooper, 2003a, Daniels et al., 1986). Když jedinec odloučí ocas, snižuje se jeho

rychlost běhu a výdrž, a proto se raději zdržuje v blízkosti úkrytu. Jedinec má tak větší šanci se zachránit navzdory nižší rychlosti (Cooper, 2003a). Kvůli snížené rychlosti má i ztíženou schopnost lovu (Cooper, 2003a). Autotomie nezpůsobuje jen sníženou rychlost, ale u druhů jako je například *Anolis carolinensis* (Iguanidae, Polychrotinae) způsobuje špatnou rovnováhu při skocích, pomocí kterých se anolisové pohybují (Gillis et al., 2009). U některých predátorů se tak vyvinula orientace právě na kořisti bez ocasu, jelikož její dopadení je snazší (Downes a Shine, 2001). Avšak některé studie poukazují na to, že pro druhy, u kterých ocas nehraje důležitou roli při pohybu (např. stabilizace), autotomie nemá vliv na pohyb (Hong-Liang Lu et al., 2010).

Ocas může kromě stabilizace sloužit také jako zásobní orgán. V ocasech ještěřů se ukládají zásoby lipidů, využívané jako zdroj energie. V období, kdy je potravy nedostatek, u přezimujících druhů, které přes zimu hibernují (Webb, 2006) nebo u samic, které právě produkují vajíčka, tyto ztráty mohou být smrtelné, jelikož studie uvádí, že 90% energie potřebné k produkci vajec je odvozeno z uložených tuků, a ne z denního příjmu potravy (Pafilis a Valakos, 2008) a bylo zjištěno, že některé gravidní samice tuto ztrátu nekompensují ani počtem vajec, ale ani jejich velikostí (Fox a McCoy, 2000). Tímto tak dávají přednost následnému zvýšení fitness před sebou, jelikož jejich smrt neovlivní již nakladená vajíčka. Regenerace ocasu je taktéž velmi energeticky nákladná a může způsobit zpomalení růstu a zvýšit úmrtnost (Cooper, 2003a).

Jedinci s chybějícím ocasem mohou také trpět poklesem v sociálním žebříčku a samci mohou mít omezený přístup k samicím (Martín a Salvador, 1993, Salvador et al., 1995). V případě, kdy dominantní ještěř *Uta stansburiana* (Iguanidae, Phrynosomatinae) ztratil dvě třetiny svého ocasu, přišel tak o své dominantní postavení a byl nahrazen jiným členem. Zároveň ztráta ocasu může zapříčinit i nižší šanci na úspěch při páření (Fox a Rostker, 1982).

Zastrašování pomocí ocasu

Plazi při setkání s predátory nepoužívají ocas jen jako poslední záchrannou možnost, kdy ocas zvládají odvrhnout, ale také ho využívají k odrazování predátora. Tato obranná strategie je výhodná, jelikož kořist nemusí ztrácet čas a energii jinou antipredační reakcí (Alonso et al., 2010). Přístup vyhodnocování nákladů a přínosu předpokládá, že snaha odradit dravce pomocí signálů by měla nastat, pokud je vzdálenost mezi dravcem a kořistí taková, že pravděpodobnost, že kořist je zachycena při napadení, je nízká (Ydenberg a Dill, 1986). Jestliže dravci jsou blíž, tak by se jedinec měl uchýlit k jiným strategiím, jako je útěk nebo k jiné antipredační strategii. Při provádění odrazujících strategií pomocí ocasu plazi ocasem vibrují (Daniels, 1986), mávají nebo například mlátí (Downes a Shine, 1998). Podobné chování zvířata používají i při sociálních interakcích, při projevu agrese nebo v kontextu páření (Alonso et al., 2010).

U těchto signalizací byly zjištěny rozdíly v používání mezi pohlavím. Samci častěji používají signalizování s ocasem na střední a větší vzdálenosti. U čeledi *Gonatodes albogularis* (Sphaerodactylidae) byl tento jev přisuzován tomu, že samci daného druhu jsou pestřeji zbarveni oproti kryptickým samicím a jsou vystavováni častějším útokům (Alonso et al., 2010). Obecně bych tento jev připisovala tomu, že pro samice je ocas důležitější než pro samce, hlavně v období páření, kdy z ocasu berou energii pro tvorbu vajíček (např. Pafilis a Valakos, 2008) a při případném nalákání dravce a jeho odtržení ocasu by na tuto strategii více doplatily.

Pohybování ocasem jako strategie, při které by se kořist snažila predátora odradit od samotného útoku, je diskutabilní. Není přesně známo, jestli tyto pohyby mají sloužit k odrazení predátora (Alonso et al., 2010) nebo jestli ocas nemá být jen návnada při případném útoku a pohybováním s ním tak nemá jen nasměrovat daný útok na něj (Downes a Shine, 1998). Jelikož ještě takto pohybují i v případě, kdy predátora detekují pouze podle pachu, domnívám se, že v takovém případě nejde o zastrašení predátora, kterého oběť nevidí, ale jako pomoc při nasměrování případného útoku dravce ze zálohy. Tímto nasměrováním predátora si tak kořist může zachránit život a „jenom“ tak přichází o ocas.

Barevné odlišnosti

U spousty různých druhů ještěřů se vyskytuje jev, kdy juvenilní jedinci mají výrazně zbarvené ocasy oproti adultům. Tento jev se vyskytuje u mnoha druhů ještěřů z různých fylogenetických linií (např. z čeledi Scincidae, Gymnophthalmidae, Teiidae a Lacertidae) (Castilla et al., 1999). Juvenilové mohou mít ocas zelený, modrý nebo červený, u nočních druhů pak s kontrastními světlými a tmavými pruhy, což je velmi nápadné v porovnání s jinak kryptickým zabarvením zbytku těla (Hawlena et al., 2006). Tyto barvy se při dospívání ztrácejí a ocas dostává stejnou barvu jako zbytek těla (Castilla et al., 1999).

Proč k tomuto jevu dochází, není stále známo. Teorie o příčině se různí a vzájemně si odporují. Jednou z teorií, proč tento jev nastává, je snaha o snížení mezidruhové agrese. Barevností ocasu by tak juvenilní členové skupiny mohli dávat najevo, že jsou ještě nevyvinutí a tudíž v době páření, kdy se dospělí samci stávají mezi sebou agresivní a bojují tak o samice, juvenilní jedinci nemají potřebu se dvořit samicím (Clark a Hall, 1970). Tato teorie byla ověřována na scincích (*Eumeces fasciatus*). Avšak kdyby tato teorie měla platit obecně pro všechny druhy, je ve sporu s tím, že u některých druhů se jedinci v mladém věku nemusí potkat s dospělými svého druhu (Hawlena, 2009).

Jiná teorie tento jev vysvětluje jako antipredační strategii. Pro jedince má ztráta ocasu menší dopad v případě, že se jedná o juvenila než v případě dospělého, kterým může být například gravidní samice nebo dominantní samec (Hawlena, 2009, Webb, 2006). Pro zvíře je juvenilní období více náročné než období dospělosti. Dospělý má širší škálu možné kořisti od menší po větší oproti malým juvenilům, kteří se stravují sobě odpovídající potravou (Vitt, 2000). Obdobně platí, že juvenilní jedinci jsou vystaveni vyššímu riziku predace z důvodu širší škály predátorů oproti dospělým. Proto by tak barevnost ocásku mohla mláďatům napomoci při útoku predátora tím, že barevný ocásek na sebe přitáhne pozornost a útok je tak směřován právě na tuto relativně postradatelnou část těla (Hawlena et al., 2006). Tento jev byl zkoumán na ještěrkách *Acanthodactylus beershebensis* (Lacertidae), kde bylo předpokládáno, že mláďata si potřebují shánět více potravy a jsou více aktivní v otevřené krajině, čímž se vystavují vyššímu riziku predace. Ve studii se tedy předpokládalo, že změna barvy ocasu by tak mohla souviset se změnou potravní

strategie, jelikož při dospění jsou ještěrky méně aktivní a častěji se zdržují v oblasti s více úkryty.

Tuto studii pak doplňuje studie (Hawlena, 2009), která tvrdí, že jedinci druhu *Acanthodactylus beershebensis* (Lacertidae) při přechodu mezi životními obdobími se více stahují z otevřených prostranství do míst s větším počtem úkrytů, kde se ale vyskytují dospělí jedinci a mohli by být tak atakováni agresivními samci. Proto by barevnost ocásků u mladých jedinců byla využívána jak v antipredační strategii, tak i v mezidruhových stycích.

Této studii ale oponuje studie Castilla et al. (1999), který dělal pokusy s plastovými replikami ještěrek s hnědými a světlými ocásky. Při pokusech ale nebyly zjištěny rozdíly v útocích na jednotlivé ocásky, až na jeden případ ptáka, který ale útočil na celá těla a nejde tedy s přesností říct, jestli tento jev byl vyvolán barevným ocáskem. Toto zjištění umocňuje fakt, že někteří predátoři jsou barvoslepí. V této studii se ale již dále nezabývali možnostmi vnitrodruhové agrese.

Závěry jednotlivých studií jsou nejednoznačné. Domnívám se tedy, že tento jev bude závislý na více faktorech, jako jsou druh jedince, oblast výskytu nebo různorodost predátorů. V obou případech je tak barevnost ocásku pro mládě výhodou, jelikož si tak může dovolit být méně ostražitý, šetřit energii na jiná antipredační chování, kterým by jinak mohlo být například mávání ocasem, jež je barevností ocasu pravděpodobně nahrazeno, a může tak využít více času pro shánění potravy v trade-off s predací.

Zastrašování

Pokud je jedinec v dobré kondici nebo má účinné zbraně a predátor nemá evidentní převahu, může jedinec zkusit predátora varovat nebo zastrašit, popřípadě na něj i zaútočit (Marquez a Cejudo, 2000). Využití zastrašovacích signálů slouží k informování predátora o tom, že jedinec ho zaznamenal, je si jeho přítomnosti vědom a dává mu najevo svou schopnost útoku, čímž naznačuje, že případný útok pro predátora bude nákladný a zřejmě nevýhodný (Cooper, 2010). Některé studie tak poukazují na to, že zastrašovací signály jsou nejčastěji používány při střední míře rizika. Signalizací při velmi nízké hladině rizika by jedinec získal buď málo, nic nebo

by akorát na sebe upozornil a zpoždění při zahájení útěku kvůli signalizování by mohlo být smrtelné v případě vysoké hladiny rizika (Cooper, 2010). Ohledně závislosti předvádění odstrašujících signálů na teplotě se studie různí. Jelikož plazi jsou ektotermní živočichové, tedy neumí si udržet tělesnou teplotu a proto při poklesu teploty se snižuje jejich aktivita, některé studie (například Hertz et al., 1982, Bulova, 1994, Crowley a Pietruszka, 1983) poukazují na to, že při nižších teplotách se plazi stávají pomalejší, a proto se pro ně útěk stává méně výhodný, tudíž některé druhy na místo útěku volí možnost zastrašování nebo útoku. Ty druhy, které však nemají tak silné agresivní chování, jsou plašší a více se spoléhají na maskování. Práce Marqueze a Cejuda (2000) ale žádné změny reakcí v závislosti na teplotě neprokázala.

Některé ze zastrašovacích signálů se využívají i při jiných příležitostech, jako jsou například souboje o samice a obrana území. Takto využitě signály na jednu stranu napomáhají k tomu, aby nedošlo na souboje, které by pro jedince byly nejenom energeticky nákladné, ale zvyšují tak případné riziko, že jedinec bude zpozorován dravcem na straně druhé (Simon, 2011). V případě, kdy jsou zastrašovací signály použity, by tak měl jedinec zvažovat trade-off mezi výhodností použití.

Mezi zastrašovací signály patří mnoho různých pohybů a postojů těla a využití atypických částí těla. Například u anolisů (Iguanidae, Polychrotinae) bylo napočítáno 13 různých pohybů a postojů těla, k zastrašení predátora ale používají jen některé: nafukování těla, dělání kliků, nastavování těla kolmo k predátorovi, houpání hlavou, otevírání tlamy a mávání v ní jazykem nebo pro rod *Anolis* typické nafukování krčního laloku (Leal a Rodriguez-Robles, 1995). V případě chycení anolisové koušou a mlátí ocasem (Leal a Rodriguez-Robles, 1995), i když nikoliv tak razantně jako jiné druhy, například jako leguán zelený, *Iguana iguana* (Iguanidae, Iguaninae), který mlácením ocasu může způsobit dravci velká zranění (Greene et al., 1978). V nouzi mají anolisové schopnost autotomie ocasu (Leal a Rodriguez-Robles, 1995, Vanhooydonck et al., 2009).

Pro anolise typické nafukování laloku je využíváno při soubojích a námluvách. V takovýchto situacích je pro jedince důležité nebýt spatřen predátory a při využíváním signálů na sebe zbytečně neupozorňovat. Samice mají laloky menší a

krypticky zbarvené a u samců i stejného druhu žijícího na různých místech s různou mírou rizika se vzhled laloků liší. Proto se Vanhooydonck et al. (2009) ve své studii domnívají, že tvar, velikost a barva laloku podléhá přirozenému výběru také vzhledem k míře rizika na dané lokalitě.

Dalším signálem u anolisů je dělání takzvaných kliků neboli pohybování tělem nahoru a dolů. Intenzita této aktivity odráží momentální fyzickou kondici jedince a je pro něj náročná. Proto pro oslabené jedince v trade-off mezi predací a volbou jednotlivých odpovědí by neměl podvádět touto alternativní reakcí, která zvíře vysiluje a nezaručuje vyhnutí se případnému útoku predátora, ale měl by zvolit jinou variantu, jakou je například útěk nebo maskování se (Leal, 1999).

Ještěři se při odhalování predátorů nespolehají pouze na zrak, ale dravce detekují také podle chemických stop (Downes, 2002, Amo et al., 2005b). Proto při pokusech ještěři reagují i na pouhé pachové stopy od hadů. A řady studií poukazují na to, že zvládají rozlišovat mezi predátory jim známým, kteří loví daný druh a mezi predátory pro ně neznámé nebo dravce, kteří neloví daný druh (např. Amo et al., 2004b, 2006c, Bealor a Krekorian, 2006). Proto pokusná zvířata reagovala na pachy synantropních dravců silněji než na alopatrické druhy, na které reagovala málo nebo vůbec. Při pokusech s gekony například *Oedura lesueurii* (Gekkonidae) mávají nebo vibrují ocasy, napřimují se, čímž se snaží vzbudit dojem, že jsou větší, než jsou, někteří útočí a někteří se snaží utéci (Webb et al., 2009, Glaudas et al., 2006, Webb et al., 2010). Mnoho zástupců z čeledi Gekkonidae během takovýchto předvádění otevírají tlamy a odhalují tak jejich barvy. U druhů *Strophurus assimilis*, *S. ciliaris*, *S. intermedius*, *S. rankini*, *S. spinigerus*, *S. strophurus*, *S. wellingtonae* a *S. williamsi* se jedná o barvu modrou. A například žlutou až oranžovou barvu mají v ústech druhy *S. ciliaris* a *S. taeniatus* (Melville et al., 2004). Zastrásování barevným vnitřkem tlamy, konkrétně modrým jazykem, je charakteristické také pro *Tiliqua scincoides* (Scincidae), která své chování doprovází hlasitým syčením a v případě útoku mocně kouše po predátorovi, i když je bezzubá (Burnie, 2001).

Vlastnost dokázat podle pachů rozlišit a detekovat predátora je pro jedince velice výhodná, jelikož se tak může vyhnout místu, kde by se případný predátor mohl skrývat a čekat na svou oběť a pro vlastní skrýš si zvolit bezpečnější místo (Amo et al., 2004a).

Při zhodnocení míry nebezpečí predátora a rozhodování se o reakci na něj by jedinec měl brát v úvahu důsledky na dlouhodobé fitness, jelikož malá reakce při vysokém riziku pro jedince může být smrtelná, ale nadměrná nebo zbytečná reakce při nízkém riziku může být pro jedince také škodlivá (Martín et al., 2009a).

Jedovaté čeledi, jako jsou varani (Varanidae) nebo korovci (Helodermatidae) v případě ohrožení, i přes to, že jsou jedovatí, se dříve svého případného predátora snaží zastrašit nafukováním s hlasitým syčením nebo funěním. Korovci zároveň mohou využívat i svého výstražného zabarvení, jež zároveň případné vetřelce varuje a zastrašuje. To jim samozřejmě snižuje případné náklady při obraně proti predátorovi. V případě, že by tato strategie nezabírala, brání se ranami ocase a kousáním (Kořínek, 1999). Unáhlená obrana, kdy by při střetu s predátorem rovnou zaútočili, by pro ně byla nevýhodná, jelikož by tak zbytečně vynakládali případnou energii a jed by nemohli využít při případném dalším útoku nebo při shánění potravy (Burnie, 2001). Proč plýtvat energií na zvíře, které nechce sníst...

Plazi mají různá antipredační chování, kterými se snaží snížit rizika predace. Kromě toho se ale snaží o včasné detekování predátora. Pro zjištění přítomnosti predátora plazi využívají zrak, detekci chemických stop, ale někteří vnímají i sluchové vjemy. Proto se i některé druhy ještěřů (Varanidae, Anguidae, Helodermatidae a zejména Gekkonidae a vzácně Inguanidae) (Carothers et al., 2001) vokalizací snaží vzájemně se informovat o zvýšení rizika (Ito a Mori, 2009). Někteří jedinci však využívají vokalizaci i na svou přímou obranu nebo jako zastrašovací strategii při nižších teplotách (Carothers et al., 2001). U některých druhů gekonů (Gekkonidae) je vokalizace používána před pářením jako prostředek, kterým si hledají partnera (Glen et al., 1966).

Využívání více mechanismů obrany: příklad ropušníka

Při odhalení se jedinec musí rozhodnout, jaký obranný mechanismus je pro něj nejvýhodnější. Nejčastější je útěk, avšak jsou případy, kdy již není možné ho využít nebo ho nelze provést vzhledem k povaze a druhu predátora. U některých druhů plazů se vyvinula schopnost rozlišovat různé druhy predátorů a na každou skupinu predátorů si tyto druhy plazů osvojily různé obranné mechanismy.

Příkladem jsou ropušníci, *Phrynosoma* (Iguanidae, Phrynosomatinae). Tyto ještěrky se živí jedovatými mravenci rodu *Pogonomyrmex* (Formicidae) (Ott et al., 2004, Sherbrook a Schwenk, 2008). Tato strava je pro ně nutričně chudá a proto mají zvětšené žaludky v poměru k velikosti těla, aby mohli požídat větší množství dané potravy (Sherbrooke, 2008). Proto ropušníci nejsou nijak rychlí (Cooper a Sherbrooke, 2010a) a proto se před odhalením z velké části spoléhají na své maskování: krycí zbarvení a zploštělé tělo se zubatým okrajem, kterým snižuje možnost odhalení (Cooper a Sherbrooke, 2010a) a v kombinaci s nehybností je na konkrétním podkladu takřka nelze objevit (Sherbrooke, 2002). Ale i tak by podle teorie útěku kořist měla utéct v momentu, kdy riziko je dostatečně vysoké a náklady v porovnání s útekem jsou menší (Cooper a Sherbrooke, 2010b). Ostatní mechanismy používají až jako poslední možnosti obrany.

Setkání, ve kterém má možnost jedinec uniknout bez přímého kontaktu s dravcem, je pravděpodobně mnohem méně nákladné než využití specializovaných druhů obran (Cooper a Sherbrooke, 2010a). Proto by antipredační chování mělo být rozvrženo do dvou fází, a to 1. Identifikace a kategorizace dravce, a za 2. Odpověď podle vzoru, který je již naučen nebo vrozen (Sherbrooke, 2008).

Tato teorie zřejmě platí i u ropušníků, u kterých bylo zjištěno, že umí rozlišit různé predátory. Tato schopnost je dána vizuální identifikací a schopnost kategorizovat je vrozená (Sherbrooke, 2008). Ropušníci rozlišují, jestli je predátor savec, konkrétně rodu *Canis* (Carnivora), a rozlišují dvě skupiny hadů. Hady rozlišují na jedovaté, kteří čekají v záloze a následně zaútočí, ale případnou kořist dále nepronásledují, a hady nejedovaté, ale rychlé, kteří svojí kořist pronásledují a požívají celé kořisti. Proti těmto skupinám predátorům si ropušník vyvinul různé obranné strategie.

Reakce na jedovaté hady

Při setkání s jedovatými hady, kteří čekají v záloze a potom zaútočí (Amo et al., 2004a) ropušník využívá útěku pro ochranu, jelikož daní jedinci dále kořist nepronásledují (Sherbrooke, 2008).

Reakce na nejedovaté hady

Při setkání s nejedovatými rychlými hady, kteří svojí kořist pronásledují, by ropušík neměl šanci utéct. A při útěku by byl lehce polapitelný. Proto je pro ně výhodnější zůstat na místě a zaujmout obranné polohy (Shrebrooke, 2008) směrem k hadí hlavě a využívat mechanické obrany svých rohů a trnů. Při této situaci se ropušík nafoukne, postaví se k predátorovi bokem a zvedne nohy na vzdálenější straně. Tím dosáhne toho, že se opticky zdá větší, než ve skutečnosti je a také zároveň docílí toho, že pro drobnější hady (s menší hlavou) se tak stává díky své velikosti neuchopitelnou kořistí. Toto pózování opticky umocňují rozšířené postranní okraje šupin, které jsou uspořádány rozeklaně na obou stranách těla ještěrky (Sherbrooke, 2003), a pohyb generovaný houpáním dopředu a dozadu vizuálně varuje dravce na možnost zachycení o kořist a případné zažívací problémy při pokusu o pozření (Taylor et al., 2000).

Reakce na psovité šelmy

Na skupinu predátorů z psovitých šelem si ropušík vyvinul zvláštní a specifickou obranu. Pokud je to možné, snaží se vyhnout střetu s psovitými šelmami. Při přímé predaci těmito druhy predátorů je pro ropušíka již zbytečné se snažit o útěk, jelikož psovité šelmy by neměly problém kořist dohnat a chytit za tělo. Jediněc by pak již nemohl použít jiné obrany. Místo toho se točí hlavou proti predátoru a při útoku stříká krev z orbitální dutiny a snaží se zasáhnout oči, nos a tlamu (Sherbrooke a Mason, 2005). Tato vlastnost byla pozorována u šesti z třinácti druhů ropušíka, a to u druhů *Phrynosoma asio*, *P. cornutum*, *P. coronatum*, *P. orbiculare*, *P. solare*, *P. taurus*. Zbylé druhy o tuto vlastnost zřejmě přišly (Sherbrooke a Middendorf III., 2001).

Schopnost stříkat krev byla známa více než sto let, ale této schopnosti bylo přisuzováno více hypotéz, jako jsou termoregulace, sexuální dimorfismus, sezónní chování, línací cyklus, parazitismus, hibernace a ostatní "ekologické" proměnné (Middendorf III. a Sherbrooke, 1992). Začaly se provádět studie na chemické složení krve ropušíka a bylo zjištěno, že má schopnost detoxikovat jed mravenců rodu *Pogonomyrmex* (Middendorf III. a Sherbrooke, 1992), kterými se ropušík živí. Tito mravenci mohou být zdrojem obranných látek v krvi (Sherbrooke a Middendorf III., 2004). Po pokusech s domestikovanými psy a liškami (Sherbrooke a Mason, 2005)

bylo potvrzeno, že stříkání krve z očí je antipredační obrana proti psovitým šelmám. Avšak při případném pozření kořisti některými predátory vyvolalo zvracení. Zjištění, že tento jev se vyskytuje jen u domestikovaných predátorů, naznačuje, že zvracení rohatých ještěrů může být vyvolané fyzicky spíše než chemicky kvůli zjetí, kde psovité šelmy nejsou zvyklé na stravu, která obsahuje tvrzené, ostré částice dostatečně velké k tomu, aby jimi obrušovali svůj zažívací trakt (Sherbrooke a Mason, 2005).

Závěr

U plazů se vyvinula velká množství různých antipredačních strategií. Z publikovaných dat vyplývá, že nejméně energeticky nákladné je se maskovat a nebýt predátorem spatřen. Zbarvení, které příliš neupozorňuje na svého nositele, mají prakticky všichni ještěři (výjimkou je např. výstražně zbarvení korovci, *Heloderma*, (Helodermatidae) nebo kontrastní zbarvení u mláďat některých ještěřů (Hawlena, 2009)), pro různé druhy však maskování hraje různou roli. Pro druhy, které při shánění potravy využívají způsob, při kterém jsou na místě a čekají, až kořist k nim dojde (sit and wait predátoři), je tak antipredační strategie maskování velice výhodná.

Při spatření predátorem je pak u plazů asi nejčastěji využívaná metoda útěku. Při této strategii pak hraje vysokou roli trade-off mezi snížením rizika a potřebami kořisti, které se odráží ve snaze o správné načasování zahájení útěku a v případě útěku do úkrytu jeho následné opuštění.

Pokud útěk není možný nebo není s jistotou znám výsledek predace (při dobré kondici kořisti, v případě kdy je kořist jedovatá, predátor není dostatečně motivován atd.), jedinci se vyplatí pokusit se predátora zastrážit.

Některé ze strategií jsou pro zvíře velmi nákladné. Dalo by se říci, že pro zvíře nemohou být vůbec výhodné. Jedinec tedy musí velmi dobře zvažovat jejich využití. Takovým příkladem by mohla být autotomie ocasu, která je naopak velice rozšířenou strategií. Proč je tedy tak rozšířená a využívaná? Ať už se zdá, že by tato strategie mohla být nevýhodná pro jedince z důvodů ztráty energie, kondice, rovnováhy atd., jedinci tuto možnost využívají většinou jako poslední možnost, kdy už jim nic jiného nezbývá, aby mohli maximalizovat své fitness.

Proto nezáleží jen na ceně dané strategie, ale na dané situaci pro konkrétního jedince, při které je tato strategie využita. Potom i zdánlivě nevhodné a celkově nákladné chování může být v určitou dobu to nejvýhodnější. Proto nelze striktně určit, jakou strategii má zvíře využívat a jaká je pro něj nevýhodná. Na využití té které strategie má vliv mnoho faktorů, jako je například momentální kondice jedince, vzdálenost, na kterou spatřila predátora, rychlost a velikost predátora, v jakých

environmentálních podmínkách žije a jaká je momentální teplota, dostupnost potravy nebo sexuálního partnera a mnoho dalších.

Literatura

Alonso M. L. B., Cotrina J. M., Pardo D. A., Font E., Molina-Borja M., 2010: Sex differences in antipredator tail-waving displays of the diurnal yellow-headed gecko *Gonatodes albogularis* from tropical forests of Colombia. *Journal of Ethology* 28 (2), 305-311

Amo L., López P., Martín J., 2006a: Refuge use: A conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiology & Behavior* 90 (2-3), 334-343

Amo L., López P., Martín J., 2006b: Nature-based tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation* 131 (3), 402-409

Amo L., López P., Martín J., 2006c: Can wall lizards combine chemical and visual cues to discriminate predatory from non-predatory snakes inside refuges? *Ethology* 112 (5), 478-484

Amo L., López P., Martín J., 2005a: Flexibility in antipredatory behavior allowc wall lizards to cope with muliple types of predators. *Ann. Zool.Fennici* 42, 109-121

Amo L., López P., Martín J., 2005b: Chemical assessment of predation risk in the wall lizard, *Podarcis muralis*, is influenced bytime exposed to chemical cues of ambush snakes. *Herpetologica* 15 (1), 21-25

Amo L., López P., Martín J., 2004a: Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges. *Animal Behaviour* 67, 647-653

Amo L., López P., Martín J., 2004b: Chemosensory recognition and behavioral responses of Wall Lizards, *Podarcis muralis*, to scents of snakes that posedifferent risks of predation. *Copeia* (3), 691-696

Bateman P. W., Fleming P.A., 2009: To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology* 277 (1), 1-14

- Bealor M.T., Krekorian C.O., 2006:** Chemosensory response of desert iguanas (*Dipsosaurus dorsalis*) to skin lipids from a lizard-eating snake (*Lampropeltis getula californiae*). *Ethology* 112 (5), 503-509
- Bonati B., Csermely D., López P., Martín J., 2010:** Lateralization in the escape behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behavioural Brain Research* 207 (1), 1-6
- Bulova S.J., 1994:** Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of 2 species of desert lizards. *Copeia* (4), 980-992
- Burnie D., 2001:** *Animal*. London: Dorling Kindersley Limited. 624 s.
- Carothers J.H., Groth J.G., Jaksic F.M., 2001:** Vocalization as a Response to Capture in the Central Chilean Lizard *Liolaemus chiliensis* (Tropiduridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36 (2), 93-94
- Castilla A.M., Gosa A., Galan P., Perez-Mellado V., 1999:** Green tails in lizards of the genus podarcis: do they influence the intensity of predation? *Herpetologica* 55 (4), 530-537
- Clark C.W., 1994:** Antipredator Behavior and the Asset-Protection Principle. *Behavioral Ecology* 5 (2), 159-170
- Clark D.R. Jr. a Hall R.J., 1970:** Function of the blue tail-coloration of the five-lined skink (*Eumeces fasciatus*). *Herpetologica* 26, 271-274
- Clemente C.J., Withers P.C., Thomson G., Lloyd D., 2008:** Why go bipedal? Locomotion and morphology in Australian agamid lizards. *Journal of Experimental Biology* 211(13), 2058-2065
- Civantos, López P., Martín J., 2010:** Non-lethal effects of predators on body growth and health state of juvenile lizards, *Psammomys algirus*. *Physiology & Behavior* 100 (4), 332-339
- Cooper W.E. Jr., 2010:** Pursuit deterrence varies with predation risks affecting escape behaviour in the lizard *Callisaurus draconoides*. *Animal Behaviour* 80 (2), 249-256

- Cooper W.E. Jr., 2009:** Flight initiation distance decreases during social activity in lizards (*Sceloporus virgatus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63 (12), 1765-1771
- Cooper W.E. Jr., 2008:** Visual monitoring of predators: occurrence, cost and benefit for escape. *Animal Behaviour* 76, 1365-1372
- Cooper W.E. Jr., 2003a:** Shifted balance of risk and cost after autotomy affects use of cover, escape, activity, and foraging in the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 54 (2), 179-187
- Cooper W.E. Jr., 2003b:** Effect of Risk on Aspects of Escape Behavior by a Lizard, *Holbrookia propinqua*, in Relation to Optimal Escape Theory. *Ethology* 109 (8), 617-626
- Cooper W.E. Jr., 2000:** Tradeoffs between predation risk and feeding in a lizard, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Behavioural* 137, 1175-1189
- Cooper W.E. Jr., 1999:** Tradeoffs between courtship, fighting, and antipredatory behavior by a lizard, *Eumeces laticeps*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 47 (1-2), 54-59
- Cooper W.E. Jr., 1997:** Factors Affecting Risk and Cost of Escape by the Broad-Headed Skink (*Eumeces Laticeps*): Predator Speed, Directness of Approach, and Female Presence. *Herpetologica* 53 (4), 464-474
- Cooper W.E. Jr. a Frederick W.G., 2010:** Predator lethality, optimal escape behavior, and Autotomy. *Behavioral Ecology* 21 (1), 91-96
- Cooper W.E. Jr., Hawlena D., Perez-Mellado V., 2010:** Escape and alerting responses by Balearic lizards (*Podarcis lilfordi*) to movement and turning direction by nearby predators. *Journal of Ethology* 28 (1), 67-73
- Cooper W.E. Jr. a Pérez-Mellado V., 2004:** Tradeoffs Between Escape Behavior And Foraging Opportunity By The Balearic Lizard (*Podarcis lilfordi*). *Herpetologica* 60 (3), 321-324

Cooper W.E. Jr. a Pérez-Mellado V., Vitt L.J., 2004: Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal Zoologie* 262, 243-255

Cooper W.E. Jr a Sherbrooke, W.C., 2010a: Plesiomorphic Escape Decisions in Cryptic Horned Lizards (*Phrynosoma*) Having Highly Derived Antipredatory Defense. *Ethology* 116 (10), 920-928

Cooper W.E. Jr. a Sherbrooke, W.C., 2010b: Initiation of Escape Behavior by the Texas Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *Herpetologica* 66 (1), 23-30

Cooper W.E. Jr. a Wilson D.S., 2010: Longer Hiding Time in Refuge Implies Greater Assessed Risk After Capture and Autotomy in Striped Plateau Lizards (*Sceloporus virgatus*). *Herpetologica* 66 (4), 425-431

Cooper W.E. Jr. a Wilson D.S., 2007: Sex and social costs of escaping in the striped plateau lizard *Sceloporus virgatus*. *Behavioral Ecology* 18 (4), 764-768

Crowley S.R. a Pietruszka D.D., 1983: Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia-Wislizenii*) – the influence of temperature. *Animal Behaviour* 31, 1055-1060

Cuadrado M., Martín J., López P., 2001: Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biological Journal of the Linnean society* 72 (4), 547-554

Daniels C.B., Flaherty S.P., Simbotwe M.P., 1986: Tail Size and Effectiveness of Autotomy in a Lizard. *Journal of Herpetology* 20 (1), 93-96

Downes S.J., 2002: Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 52 (1), 38-42

Downes S., 2001: Trading Heat and Food for Safety: Costs of Predator Avoidance in a Lizard. *Ecology* 82 (10), 2870-2881

Downes S. a Shine R., 2001: Why Does Tail Loss Increase a Lizard's Later Vulnerability to Snake Predators? *Ecology* 82 (5), 1293-1303

- Downes S. a Shine R., 1998:** Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour* 55, 1387-1396
- Fox S.D., Moussalli A., Whiting M.J., 2008:** Predator-specific camouflage in chameleons. *Biology Letters* 4 (4), 326-329
- Fox S.F. a McCoy J.K., 2000:** The effects of tail loss on survival, growth, reproduction, and sex ratio of offspring in the lizard *Uta stansburiana* in the field. *Oecologia* 122 (3), 327-334
- Fox S.F. a Rostker M.R., 1982:** Social Cost of Tail Loss in *Uta stansburiana*. *Science* 218 (4573), 692-693
- Glaudas X., Winne C.T., Fedewa L.A., 2006:** Ontogeny of Anti-Predator Behavioral Habituation in Cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). *Ethology* 112 (6), 608-615
- Gillis G.B., Bonvini L.A., Irschick D.J., 2009:** Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental biology* 212 (5), 604-609
- Greene H.W., Burghardt G.M., Dugan B.A., Rand A.S., 1978:** Predation and the defensive behavior of green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 12(2), 169-176
- Hawlana D., 2009:** Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 64 (2), 205-213
- Hawlana D., Bochnik R., Abramsky Z., Bouskila A., 2006:** Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behavioral Ecology* 17 (6), 889-896
- Head M.L., Keogh J.S., Doughty P., 2002:** Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *Journal of Chemical ecology* 28 (3), 541-554
- Hertz P.E., Huey R.B., Nevo E., 1982:** Fight versus flight: body temperature influences defen-sive responses of lizards. *Animal Behaviour* 30, 676-679

Hsieh S.T. a Lauder G.V., 2004: Running on water: Three-dimensional force generation by basilisk lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (48), 16784-16788

Huey R.B., Pianka E.R., 1977: Natural Selection for Juvenile Lizards Mimicking Noxious Beetles. *Science* 195 (4274), 201-203

Ito R. a Mori A., 2009: Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proceedings of the royal society* 277, 1275-1280

Jrschick D.J., Macrini T.E., Koruba S., Forman J., 2000: Ontogenetic Differences in Morphology, Habitat Use, Behavior, and Sprinting Capacity in Two West Indian Anolis Lizards. *Journal of Herpetology* 34 (3), 444-451

Kořínek M., 1999: *Zoologická zahrada*. Olomouc: RUBISCO s.r.o. 326 s.

Larimer S.C., Powell R., Parmerlee J.S. Jr., 2006: Effects of structural habitat on the escape behavior of the lizard, *Anolis gingivinus*. *Amphibia-Reptilia* 27 (4), 569-574

Leal M., 1999: Honest signalling during prey–predator interactions in the lizard *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 58, 521-526

Leal M. a Rodríguez-Robles J.A., 1995: Antipredator Responses of *Anolis cristatellus* (Sauria: Polychrotidae). *Copeia* (1), 155-161

Lopéz P., Hawlena D., Polo V., Amo L., Martín J., 2005: Sources of Individual Shy-bold Variation in Antipredator Behaviour of Male Iberian Rock Lizards. *Animal Behaviour* 69, 1-9

Lu H.L., Ding G.H., Ding P., Ji X.A., 2010: Tail Autotomy Plays No Important Role in Influencing Locomotor Performance and Anti-Predator Behavior in a Cursorial Gecko. *Ethology* 116 (7), 627-634

Maginnis T.L., 2006: The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behavioral Ecology* 17 (5), 857-872

Majláth I. a Majláthová V., 2009: Escape behavior of the green lizard (*Lacerta viridis*) in the Slovak Karst. *Acta Ethologica* 12 (2), 99-103

Markov G.J., George R., Emmert N., Ammar M., Eckalbar W.L., Wade J., DeNardo D., Rawls A., Wilson-Rawls J., Kusumi K., 2010: Developmental gene activation in tail regeneration in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Developmental Biology* 344 (1), 519-520

Márquez R. a Cejudo D., 2000: Defensive Behavior as an Escape Strategy in Four Species of Gallotia (Sauria, Lacertidae) from the Canary Islands (Spain). *Copeia* (2), 601-605

Martín J., López P., Polo V., 2009a: Temporal patterns of predation risk affect antipredator behaviour allocation by Iberian rock lizards. *Animal Behaviour* 77 (5), 1261-1266

Martín J., Luque-Larena J.J., López P., 2009b: When to run from an ambush predator: balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Animal Behaviour* 78 (4), 1011-1018

Martín J., López P., Cooper W.E., 2003: Loss of mating opportunities influences refuge use in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 54 (5), 505-510

Martín J. a Salvador A., 1993: Tail loss reduces mating success in the iberian rock-lizard, *lacerta-monticola*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 32 (3), 185-189

Mathews C.G., Lesku J.A., Lima S.L., Amlaner C.J., 2006: Asynchronous Eye Closure as an Anti-Predator Behavior in the Western Fence Lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Ethology* 112 (3), 286-292

Melville J., Schulte J.A., Larson A., 2004: A molecular study of phylogenetic relationships and evolution of antipredator strategies in Australian *Diplodactylus* geckos, subgenus *Strophurus*. *Biological Journal of the Linnean society* 82 (1), 123-138

- Middendorf III. G.A. a Sherbrooke W. C., 1992:** Canid Elicitation of Blood-Squirting in a Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *Copeia* (2), 519-527
- Mori A., 1990:** Tail Vibration of the Japanese Grass Lizard *Takydromus tachydromoides* as a Tactic Against a Snake Predator. *Journal of Ethology* 8 (2), 81-88
- Mouton P.L.N., Flemming A.F., Kanga E.M., 1999:** Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology* 249, 1-10
- Ott M., Ostheim J., Sherbrooke W.C., 2004:** Prey snapping and visual distance estimation in Texas horned lizards, *Phrynosoma cornutum*. *Journal of Experimental Biology* 207 (17), 3067-3072
- Pafilis P., Perez-Mellado V., Valakos E., 2008:** Postautotomy tail activity in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften* 95 (3), 217-221
- Pafilis P. a Valakos E.D., 2008:** Loss of caudal autotomy during ontogeny of Balkan Green Lizard, *Lacerta trilineata*. *Journal of Natural History* 42 (5-8), 409-419
- Salvador A., Martín J., López P., 1995:** Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammodromus algirus*. *Behavioral Ecology* 6 (4), 382-387
- Sherbrooke W.C., 2008:** Antipredator Responses by Texas Horned Lizards to Two Snake Taxa with Different Foraging and Subjugation Strategies. *Journal of Herpetology* 42 (1), 145-152
- Sherbrooke W.C., 2003:** *Introduction to Horned Lizards of North America*. Berkeley: University of California Press
- Sherbrooke W.C., 2002:** Do vertebral-line patterns in two horned lizards (*Phrynosoma* spp.) mimic plant-stem shadows and stem litter? *Journal of Arid Environments* 50 (1), 109-120

- Sherbrooke W.C. a Mason J.R., 2005:** Sensory modality used by coyotes in responding to antipredator compounds in the blood of Texas horned lizards. *Southwestern Naturalist* 50 (2), 216-222
- Sherbrooke W.C. a Middendorf III. G.A., 2004:** Responses of Kit Foxes (*Vulpes macrotis*) to Antipredator Blood-Squirting and Blood of Texas Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum*). *Copeia* (3), 652-658
- Sherbrooke W.C. a Middendorf III. G.A., 2001:** Blood-squirting variability in horned lizards (*Phrynosoma*). *Copeia* (4), 1114-1122
- Sherbrooke W.C. a Schwenk K., 2008:** Horned lizards (*Phrynosoma*) incapacitate dangerous ant prey with mucus. *Journal of Experimental Zoology Part A-Ecological Genetics and Physiology* 309A (8), 447-459
- Simon V.B., 2011:** Communication Signal Rates Predict Interaction Outcome in the Brown Anole Lizard, *Anolis sagrei*. *Copeia* (1), 38-45
- Stapley J. a Keogh J.S., 2004:** Exploratory and antipredator behaviours differ between territorial and nonterritorial male lizards. *Animal Behaviour* 68, 841-846
- Taylor P.W., Hasson O., Clark D.L., 2000:** Body posture and patterns as amplifiers of physical condition. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267 (1446), 917-922
- Thaker M., Lima S.L., Hews D.K., 2009:** Alternative antipredator tactics in tree lizard morphs: hormonal and behavioural responses to a predator encounter. *Animal Behaviour* 77 (2), 395-401
- Pérez-Tris J., Diaz J.A., Telleria J.L., 2004:** Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape? *Animal Behaviour* 67, 511-521
- Uetz P., Goll J., Hallermann J., 2007:** Die TIGR-Reptiliendatenbank. *Elaphe* 15 (3), 22-25

- Vanhooydonck B., Herrel A., Meyers J.J., Jrschick D.J., 2009:** What determines dewlap diversity in Anolis lizards? An among-island comparison. *Journal of Evolutionary Biology* 22(2), 293-305
- Vetter R.S. a Brodie E.D., 1977:** Background Color Selection and Antipredator Behavior of the Flying Gecko, *Ptychozoon kuhli*. *Herpetologica* 33 (4), 464-467
- Vitt L.J., 2000:** Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. *Herpetologica Monographs* (14), 388-400
- Webb J.K., 2006:** Effects of tail autotomy on survival, growth and territory occupation in free-ranging juvenile geckos (*Oedura lesueurii*). *Austral Ecology* 31 (4), 432-440
- Webb J.K., Du W.G., Pike D.A., Shine R., 2009:** Chemical cues from both dangerous and nondangerous snakes elicit antipredator behaviours from a nocturnal lizard. *Animal Behaviour* 77 (6), 1471-1478
- Webb J.K., Du W.G., Pike D.A., Shine R., 2010:** Generalization of predator recognition: Velvet geckos display anti-predator behaviours in response to chemicals from non-dangerous elapid snakes. *Current Zoology* 56 (3), 337-342
- Wever E.G., Reymond M.C.H., Vernon J.A., 1966:** Vocalization and hearing in leopard lizard. *PNAS* 55, 98-106
- Whiting M.J., Lailvaux S.P., Reaney L.T., Wymann M., 2003:** To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *Journal of Zoology* 260, 123-128
- Ydenbercand R.C., Dill L.M., 1986:** The Economics of Fleeing from Predators. *Advances in the Study of Behavior* 16, 229-249
- Young B.A., Lee C.E., Daley K.M., 2002:** On a flap and a foot: Aerial locomotion in the "flying" gecko, *Ptychozoon kuhli*. *Journal of Herpetology* 36 (3), 412-418